

Les minutieuses observations des racines sont utilisées dans des modèles mathématiques. Les simulations sont validées par confrontation au terrain. Les maquettes numériques en trois dimensions permettent, par exemple, de localiser et d'estimer la biomasse racinaire, de quantifier les racines absorbantes, d'évaluer le volume de sol utile pour chaque élément absorbé par celles-ci.

Architecture racinaire du palmier à huile

Modélisation et simulation

Jourdan C.¹, Rey H.²

¹ CIRAD-CP, BP 5035, 34032 Montpellier Cedex 1, France

² CIRAD-GERDAT, unité de modélisation des plantes, BP 5035, 34032 Montpellier Cedex 1, France

Le système racinaire, par les différentes fonctions qu'il assure, est un compartiment indispensable à la vie du végétal et mérite une attention particulière. Il est, en effet, directement responsable de l'alimentation en eau et en sels minéraux de la plante entière. Outre son rôle dans l'ancrage (Coutts, 1983), il participe également au stockage des assimilats et à la régulation hormonale au sein du végétal (Fitter, 1991).

Bien que le palmier à huile, *Elaeis guineensis* Jacq., soit cultivé depuis le début du siècle pour sa forte production en huile, les connaissances concernant son système racinaire restent très fragmentaires. Cependant, il est souvent la cible d'attaques

parasitaires ou fongiques (Renard, 1976 ; Turner, 1981). Le manque ou l'excès d'éléments nutritifs peuvent occasionner des carences ou des toxicités, généralement préjudiciables à la plante et à la plantation (Ollagnier et Ochs, 1972).

Paradoxalement, l'environnement des racines du palmier a été plus étudié que les racines elles-mêmes. En effet, les études antérieures ont souvent porté sur la caractérisation et l'évolution des sols sous palmeraie (Caliman, 1990 ; Dufour et Olivin, 1985 ; Tinker, 1976) et sur les propriétés hydriques de ces sols (Olivin et Ochs, 1978 ; Rey, 1988). Quelques études seulement se rapportent à l'effet du milieu (Bachy, 1964 ; Ruer, 1968) ou de pratiques agricoles

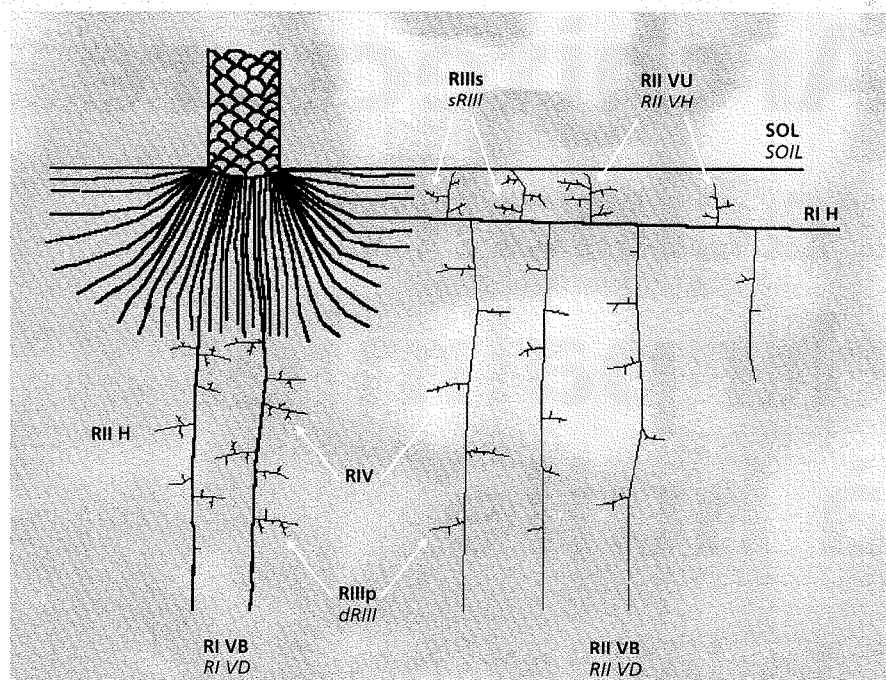


Figure 1. Schéma du système racinaire du palmier à huile adulte avec les différents types racinaires répertoriés. / Diagram of an adult oil palm root system with the different root types identified.

(Bénard et Daniel, 1971) sur le développement du système racinaire du palmier. Par ailleurs, la répartition des racines et la localisation des parties absorbantes ont été particulièrement étudiées en vue d'un épannage optimal des engrais (Ruer, 1967a ; Tailliez, 1971) ou pour les problèmes d'alimentation hydrique (Ruer, 1968).

Même si quelques auteurs (Frémond et Orgias, 1952 ; Purvis, 1956 ; Ruer, 1967b ; Wright, 1951 ; Yampolsky, 1922) se sont attachés à décrire, avec plus ou moins de détails, les différents axes constituant ce système racinaire, très peu (Purvis, 1956 ; Ruer, 1968) ont dégagé sa structure globale ou son architecture et aucun n'a abordé sa dynamique de croissance et de mise en place.

Un travail de fond a été entrepris, en 1992, pour caractériser et modéliser l'architecture et le développement du système racinaire du palmier à huile et créer de nouveaux outils pour les agronomes. Pour identifier, quantifier puis modéliser les divers processus concourant à la construction du système, les auteurs ont utilisé l'analyse architecturale puis la modélisation mathématique.

Au cours des deux dernières décennies, plusieurs modèles de croissance, d'architecture et de fonctionnement ont été développés. On distingue ainsi des modèles statiques structurels (Gerwitz et Page, 1974), des modèles dynamiques de croissance et de développement du système racinaire (Lungley, 1973), des modèles d'absorption

hydrique (Lafolie *et al.*, 1991) et minérale (Barber et Silberbush, 1984), des modèles couplés de croissance et d'absorption (Bland et Jones, 1992), enfin des modèles mathématiques d'architecture racinaire (Diggle, 1988 ; Le Roux, 1994 ; Pagès *et al.*, 1989 et 1995). Les auteurs utilisent ici des modèles stochastiques (de Reffye *et al.*, 1991) basés sur l'analyse numérique du fonctionnement des méristèmes. Ces modèles peuvent rendre compte de la structure végétale et de son évolution tout au long de la vie de la plante. La simulation de ces modèles crée des maquettes végétales virtuelles tridimensionnelles qu'il est possible de visualiser sur un écran d'ordinateur. Elles permettent des traitements informatiques ultérieurs et l'expérimentation virtuelle qui peuvent déboucher sur des applications agronomiques.

L'objectif de cet article est de décrire l'ensemble de la démarche qui, en utilisant les outils de la modélisation et de la simulation, nous a permis de passer des observations sur le terrain à ces applications agronomiques dont nous présenterons ici quatre exemples.

Analyse architecturale racinaire

L'analyse architecturale, lancée par Hallé et Oldeman (1970) sur les systèmes aériens des arbres tropicaux, est fondée sur l'étude du fonctionnement des méristèmes des

axes composant le système. Nous avons appliqué ces notions à notre étude afin de caractériser l'architecture du système racinaire du palmier.

Pour y parvenir, nous avons cherché à définir, sur des bases morphologiques et anatomiques, des groupes de racines homogènes. Une classification peut être facilement établie en se référant uniquement à l'ordre topologique ; cependant, plusieurs types de racines appartenant au même ordre topologique ont été identifiés (Purvis, 1956). Une typologie est donc nécessaire pour mieux caractériser, au cours du temps, les différents groupes de racines du palmier. Elle s'appuie sur des critères morphologiques : longueur, diamètre, couleur des axes, mode de ramification, séquence de mise en place dans le temps, angle de branchement et agencement dans l'espace. Cette étude est donc strictement basée sur l'observation.

Au cours de la phase juvénile (0 à 1 an), nous avons identifié, parmi les racines d'ordre 1, la radicule (préformée dans l'embryon) et deux types de racines adventives (émises par le plateau racinaire). Trois types de formations latérales ont également été caractérisées : (I) des racines dites « longues » (longueur > 50 cm), (II) des racines « moyennes » (1,5 cm < l < 50 cm) et (III) des racines dites « courtes » (l < 1,5 cm). Les racines « longues » se ramifient et portent, selon des proportions variables, des « moyennes » et des « courtes », les racines « moyennes » ne portent que des « courtes » qui ne ramifient pas.

Au champ, deux types de racines primaires (RI) ont été décrits (figure 1) : les RI VB ou RI verticales à direction de croissance vers le bas et les RI H ou RI horizontales. Leur nombre augmente régulièrement jusqu'à 11 ans puis la quantité de RI VB se stabilise alors que celle de RI H continue d'augmenter. Ces deux types de RI se différencient par leur nombre, leur direction de croissance, leur diamètre et les types de racines portées. En effet, les RI VB, de diamètre compris entre 0,4 et 0,5 cm, portent en majorité des RII horizontales (RII H), peu ramifiées, assez courtes et réparties sur toute la circonférence des RI, alors que les RI H, de diamètre compris entre 0,5 et 0,8 cm, portent à la fois des RII verticales à direction de croissance vers le haut (RII VH), de longueur moyenne et très ramifiées, et des RII verticales à direction de croissance vers le bas (RII VB), très longues et peu ramifiées. L'orientation très précise de ces RII, soit vers le haut, soit vers le bas, confère aux RI H une symétrie

Tableau 1. Unité architecturale racinaire du palmier à huile au stade adulte. / Root architectural unit of an adult oil palm.

	Axe ligneux <i>Woody axis</i>	Géotropisme <i>Geotropism</i>	Diamètre moyen (mm) <i>Mean diameter (mm)</i>	Croissance <i>Growth</i>	Longueur finale (m) <i>Final length (m)</i>	Ramification <i>Branching</i>	Symétrie <i>Symmetry</i>	Élagage (naturel) <i>Self-pruning (natural)</i>
RI VB RI VD	oui/yes	Orthogéotrope positif <i>Positive orthogeotropic</i>	5	Indéfinie <i>Indefinite</i>	6*	Diffuse et sylleptique <i>Diffuse and sylleptic</i>	Radiale <i>Radial</i>	A long terme ¹ <i>In the long term¹</i>
RI H	oui/yes	Plagiogéotrope <i>Plagiogeotropic</i>	6,5	Indéfinie <i>Indefinite</i>	25	Diffuse et sylleptique <i>Diffuse and sylleptic</i>	Bilatérale <i>Bilateral</i>	A long terme ¹ <i>In the long term¹</i>
RII VH RII VU	oui/yes	Orthogéotrope négatif <i>Negative orthogeotropic</i>	2	Indéfinie <i>Indefinite</i>	2	Diffuse et sylleptique <i>Diffuse and sylleptic</i>	Radiale <i>Radial</i>	A moyen terme ² <i>In the medium term²</i>
RII VB RII VD	oui/yes	Orthogéotrope positif <i>Positive orthogeotropic</i>	2,2	Indéfinie <i>Indefinite</i>	6*	Diffuse et sylleptique <i>Diffuse and sylleptic</i>	Radiale <i>Radial</i>	A moyen terme ² <i>In the medium term²</i>
RII H	oui/yes	Agéotrope <i>Ageotropic</i>	1,5	Définie <i>Definite</i>	0,5	Diffuse et sylleptique <i>Diffuse and sylleptic</i>	Radiale <i>Radial</i>	A moyen terme ² <i>In the medium term²</i>
RIII sRIII	non/no	Agéotrope <i>Ageotropic</i>	1	Définie <i>Definite</i>	0,2	Diffuse et sylleptic <i>Diffuse and sylleptic</i>	Radiale <i>Radial</i>	A moyen terme ² <i>In the medium term²</i>
RIIIp dRIII	non/no	Agéotrope <i>Ageotropic</i>	1	Définie <i>Definite</i>	0,1	Diffuse et sylleptic <i>Diffuse and sylleptic</i>	Radiale <i>Radial</i>	A moyenterme ² <i>In the medium term²</i>
RIV	non/no	Agéotrope <i>Ageotropic</i>	0,5	Définie <i>Definite</i>	0,015	Ne ramifie pas <i>No branching</i>	Radiale <i>Radial</i>	A court terme ³ <i>In the short term³</i>

* = valeur maximale observée qui peut être dépassée / maximum observed value that can be exceeded; ¹ : supérieur à 6 mois / more than 6 months; ² : de 1 à 6 mois / from 1 to 6 months; ³ : inférieur ou égal à 1 mois / 1 month or less.

bilatérale qui marque une différence nette avec la symétrie radiale des RI VB. Sous les palmiers, à moins de 50 cm du plateau racinaire, les RI (surtout les RI VB) portent de nombreux axes relais émis à la suite de la mort et de l'élagage des axes porteurs successifs. Toutes les RII au champ émettent, avec un angle moyen de 90°, des RIII que l'on n'a pu différencier que sur des critères de taille et de ramification. Les RIII portées par les RII H ainsi que les RIII portées par les RII VB sont généralement plus courtes et beaucoup moins ramifiées que celles portées par les RII VH. Les RIII peu ramifiées, surtout rencontrées en profondeur, sont notées RIIIp ; les RIII très ramifiées, présentes, essentiellement en surface sont notées RIIIs. Toutes les RIII portent des RIV identiques.

En résumé, 6 types de racines au stade juvénile et 8 types de racines au stade adulte ont été répertoriés (tableau 1). Ces derniers sont rassemblés dans l'unité archi-

tecturale racinaire (Atger, 1992) du palmier à huile (tableau 1).

Modélisation et formalisation des processus

Croissance

La croissance des racines est décrite à partir de suivis dynamiques en minirhizotrons pour les jeunes palmiers et en rhizotrons de terrain pour les palmiers au champ. Les paramètres des modèles mathématiques du processus de croissance sont estimés pour chaque type racinaire.

Les racines sont caractérisées par une croissance continue, régulière, sans rythmicité apparente. Les vitesses moyennes de croissance les plus rapides sont observées en pépinière pour les RI (1 cm/j), les plus faibles apparaissent au champ pour les RIII et RIV (0,1 cm/j). Dans les conditions de

Côte d'Ivoire, les RI au stade adulte ont une vitesse moyenne annuelle de croissance de l'ordre de 0,3 cm/j, ce qui correspond à un accroissement d'un mètre par an environ.

La croissance étant régulière sur une longue période, les histogrammes des longueurs de racines ont été ajustés par des lois binomiales décalées (figure 2A). Compte tenu de l'équivalence entre les valeurs obtenues pour tous les types racinaires, nous avons affecté à toutes les racines une probabilité d'élongation constante égale à 0,8 (Jourdan, 1995b).

Mortalité

Lorsque les conditions deviennent défavorables (stress hydrique, sol compacté...) ou lors d'accidents traumatiques, les apex des racines du palmier peuvent se nécroser et la croissance des racines se terminer. Cet arrêt peut être temporaire car de nombreux cas de relais produits par réitération (Oldeman, 1974) ont été observés. La mort de l'apex

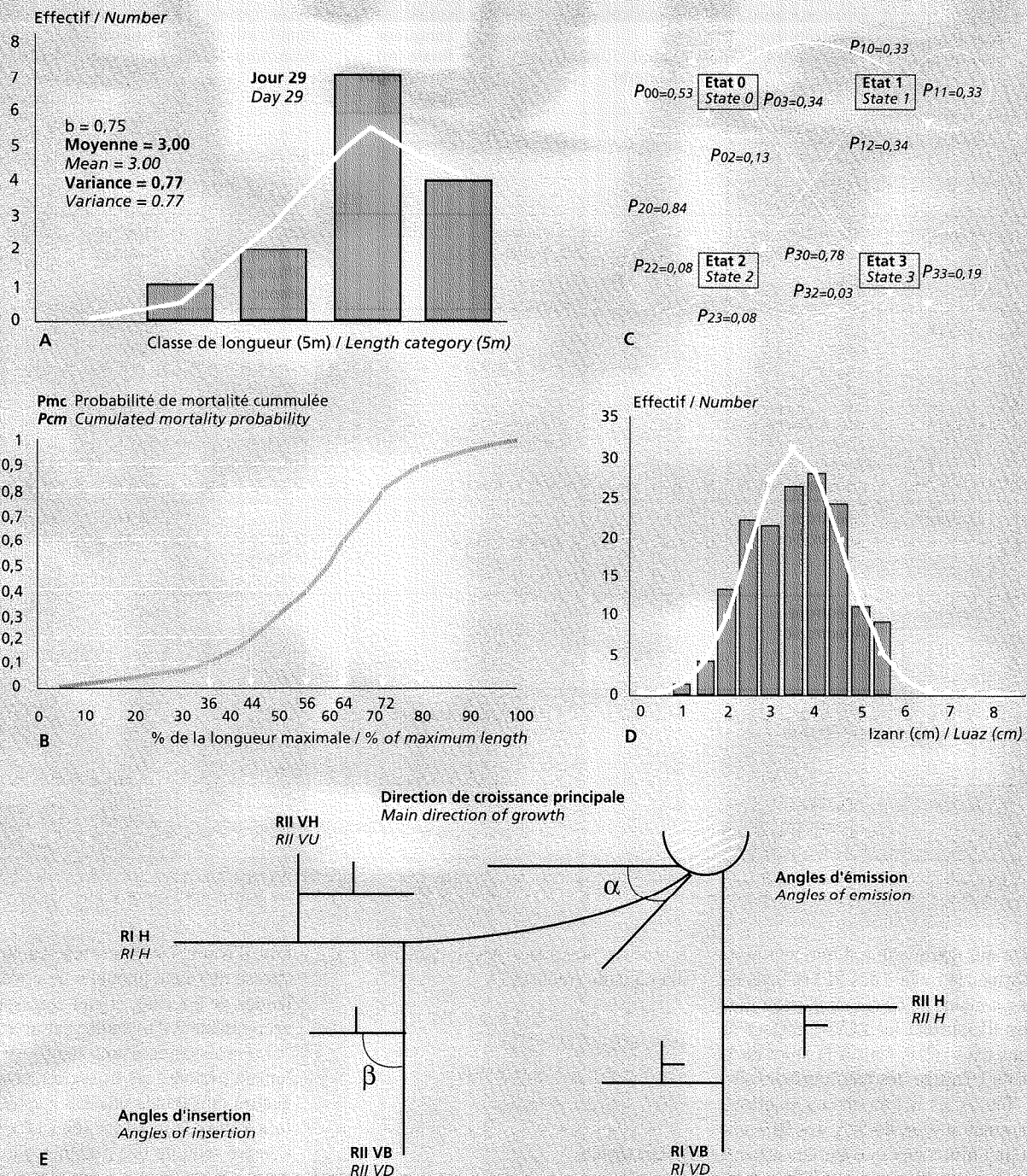


Figure 2. Modélisation des processus : de croissance 2 A (par une loi binomiale décalée), de mortalité 2 B (ajustement empirique par une fonction polynomiale), de ramification 2 C (par un automate non orienté : une chaîne de Markov ; état 0 : non ramifié, état 1 : ramifications > 10 cm, état 2 : 10 cm > ramifications > 1,5 cm, état 3 : ramifications < 1,5 cm) et du délai à la ramification 2 D (par une loi binomiale décalée). Les paramètres géométriques caractéristiques de l'ensemble du système racinaire sont présentés en 2 E.

Modelling of the processes relative to: growth 2 A (by a shifted binomial law), mortality 2 B (empirical fitting by a polynomial function), branching 2 C (by a non-oriented automaton: Markov chain; state 0: unbranched, state 1: laterals > 10 cm, state 2: 10 cm > laterals > 1.5 cm, state 3: laterals < 1.5 cm) and branching time lapse 2 D (by a shifted binomial law). The geometrical parameters typical of the root system as a whole are shown in 2 E.

n'entraîne donc pas forcément la mort de l'axe mais il est difficile de prédire l'apparition éventuelle d'une racine de remplacement. Les observations réalisées nous ont conduits à caractériser le processus de mortalité des axes par leur longueur maximale

atteinte pour un âge donné du palmier. Nous avons défini un découpage arbitraire de la probabilité de mortalité cumulée (P_{mc}) en plusieurs classes. A chaque classe de mortalité correspond un segment de racine pour lequel, tout au long de son développement,

sa probabilité de mortalité reste constante. Ce découpage est effectué en tenant compte de la forme de la courbe de mortalité (figure 2B). Comme pour le processus de croissance, le processus de mortalité est géré pas à pas au cours de la croissance.

Elagage

En conditions de culture contrôlées, la longévité des RIV atteint 3 à 4 semaines. Lors des suivis de croissance en minirhizotron, certaines RIV mortes se sont élaguées environ deux mois après leur date d'émission. L'élagage « naturel » de ces racines se produirait donc un mois après leur mort. Pour les autres racines, en l'absence de critères significatifs aussi bien en conditions contrôlées qu'en conditions naturelles, l'élagage des axes morts a été formalisé en posant des hypothèses fortes. Nous traduisons ici l'hypothèse du processus de mortalité par épuisement. Le raisonnement porte sur le fait qu'un axe mort ne peut s'élaguer que si la totalité de ses formations latérales sont également mortes et élaguées. Le raisonnement est récurrent pour tous les types de productions latérales.

Ramification

Par le processus de ramification, des racines filles sont initiées séquentiellement et de façon continue à proximité de l'apex de la racine mère, puis émergent à une distance plus ou moins grande de cet apex. Les racines ramifiées sont donc caractérisées par une zone portant les racines produites et par une zone apicale non ramifiée. La ramification est dite acropète : les racines les plus jeunes sont les plus éloignées de la base de la racine. La répartition des racines filles sur l'axe mère est plus ou moins régulière, aucune évolution de la densité de ramification le long des axes n'a été observée, la ramification des racines du palmier est diffuse.

Le processus de ramification a été formalisé par un modèle stochastique de type automate non orienté représenté par des chaînes de Markov. Ce travail a été rendu possible grâce à l'utilisation du logiciel spécifique AMAPmod (de Reffye *et al.*, 1995). Dans un premier temps (Jourdan *et al.*, 1995a), nous avons utilisé un automate à deux états (non ramifié, ramifié), homogène (processus indépendant du rang des états sur l'axe porteur) et d'ordre 1 (l'état de rang n ne dépend que de l'état de rang $n-1$). Par la suite, afin de rendre compte de la répartition des différentes racines latérales produites, nous avons utilisé des chaînes de Markov à quatre états (Jourdan *et al.*, 1995b). Les probabilités de transition d'un état à l'autre caractérisent la succession des racines filles sur l'axe mère en tenant compte du voisinage immédiat de ces racines, ce sont des probabilités conditionnelles (figure 2C). Les probabilités de transition tiennent donc compte, non seulement de l'état de l'unité de longueur

élémentaire précédente mais aussi de la nature de l'axe porté. L'automate est ainsi capable de rendre compte de la succession des différents types de formations latérales portées par l'axe qui les a initiées.

Délai à la ramification

Le délai à la ramification est le temps que met une racine mère à initier une racine latérale jusqu'à l'apparition de celle-ci à sa surface. Ce temps peut être traduit en terme de longueur, par l'intermédiaire de la vitesse de croissance de la racine mère. Le délai à la ramification est donc représenté par la distance entre la dernière racine latérale émergée et l'apex de l'axe mère. Ce processus se caractérise par la longueur de la zone apicale non ramifiée (lzanr). Tous les types racinaires ont une lzanr globalement stable sur une longue période. L'histogramme des lzanr pour l'ensemble des racines, de forme unimodale, a été ajusté par une loi binomiale décalée (figure 2D).

Géométrie

Les paramètres géométriques des systèmes racinaires rendent compte globalement de la répartition des racines dans l'espace. La mesure de ces paramètres revient à caractériser les angles d'émission des RI sur le plateau racinaire, les angles d'insertion entre les axes porteurs et les axes portés, la répartition radiale des RI autour des palmiers et des racines portées sur leurs axes porteurs et enfin la direction générale de croissance des racines dans le sol (figure 2E).

Les angles d'émission sont compris entre 15° et 90° par rapport à l'horizontale. Les angles d'insertion des différentes racines latérales sur leur porteur sont toujours très proches de 90°. Les RI se répartissent radialement de façon homogène autour des palmiers, aucune rhizotaxie n'a pu être mise en évidence pour tous les types racinaires. Les directions principales de crois-

sance de chaque type racinaire au champ ont été précédemment décrites dans l'analyse architecturale.

Les paramètres géométriques n'ont pas fait l'objet d'une modélisation approfondie, leurs diverses valeurs moyennes ont été directement introduites dans le modèle, associées à des probabilités de variation autour de ces valeurs.

Parmi les paramètres géométriques communs à toutes les racines, deux phénomènes supplémentaires ont été pris en compte :

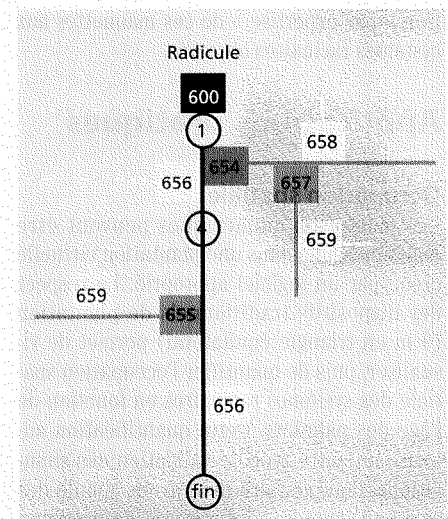
- la croissance des racines n'étant pas rigoureusement rectiligne, nous avons associé à chaque racine une probabilité d'effectuer de faibles déviations aléatoires ;
- chaque racine du palmier gardant un diamètre constant tout au long de sa vie, le module de croissance en épaisseur des axes au cours du temps n'a pas été utilisé.

Synthèse : l'axe de référence

Tous les paramètres des différents modèles ont été regroupés et ordonnés selon un degré de différenciation croissant dans un modèle mathématique unique appelé « axe de référence ». Cet axe théorique est simulé par un automate orienté fini qui formalise la topologie du système racinaire du palmier, sa typologie mise en évidence par l'analyse architecturale, les paramètres des processus précédemment modélisés y compris les paramètres géométriques, ainsi que l'évolution de tout ce qui précède au cours du temps.

A titre d'exemple, la représentation formelle de l'architecture de la radicule par l'axe de référence est schématisée dans la figure 3. A partir de cet axe de référence, il est désormais possible de reconstituer l'architecture des différentes parties du sys-

Figure 3. Caractérisation schématique de l'architecture de la radicule (RAD) par l'axe de référence. Chaque couleur représente un type de l'unité architecturale racinaire et chaque numéro une étape de l'axe de référence : 600 représente la radicule qui porte des ramifications longues (654), moyennes (655) et courtes (656). Les racines longues portent des moyennes (657) et des courtes (658). Toutes les racines moyennes portent des racines courtes (659).
Diagrammatic characterization of radicle (RAD) architecture by the reference axis. Each colour represents a type of root architectural unit and each number a stage on the reference axis: 600 represents the radicle which bears long (654), medium-length (655) and short (656) laterals. The long roots bear medium-length (657) and short (658) roots. All the medium-length roots bear short roots (659).



tème racinaire du palmier en définissant un automate à 725 étapes qui autorise sa simulation de 0 à 25 ans (Jourdan, 1995b).

Simulation, visualisation et validation

Un « fichier paramètre » rassemble les valeurs des paramètres de l'axe de référence. Il sert de base à la simulation réalisée à l'aide du moteur de croissance du logiciel AMAPsim (de Reffye *et al.*, 1995). Le résultat d'une simulation est une maquette numérique tridimensionnelle, appelée également maquette virtuelle. Celle-ci peut être visualisée sur un écran d'ordinateur au moyen d'un programme adéquat.

En dernier lieu, afin de vérifier la cohérence de la démarche globale et des résultats obtenus, ces maquettes numériques doivent être confrontées aux observations de terrain par l'utilisation de divers moyens qualitatifs ou quantitatifs : c'est la phase de validation.

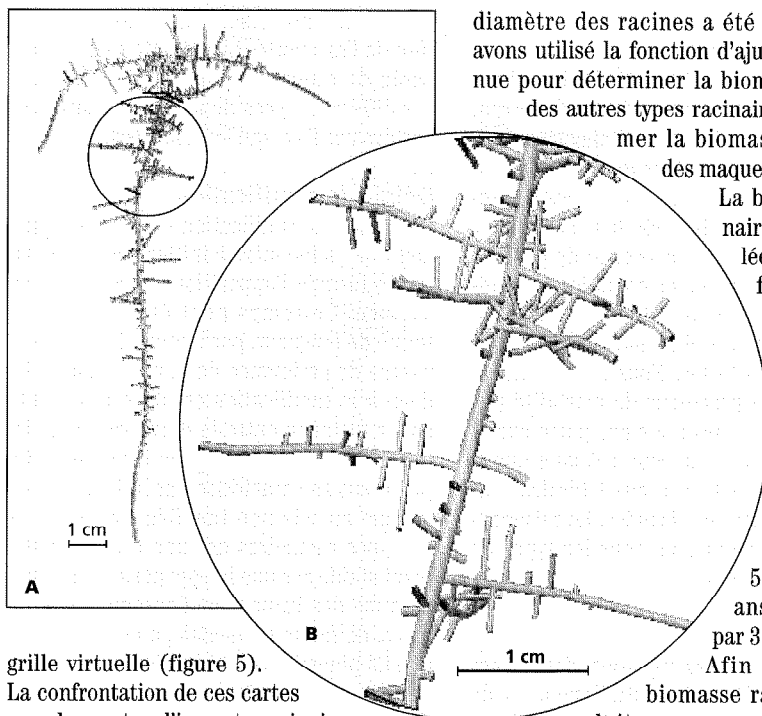
Le pas de temps de calcul de la simulation est la journée et la durée maximale autorisée pour la croissance du système racinaire du palmier est de 25 ans. Chaque maquette numérique résulte de la comparaison de nombres aléatoires (initialisés par une « graine aléatoire ») aux valeurs des probabilités des lois préalablement renseignées (méthode de Monte Carlo ; de Reffye *et al.*, 1991). Un ensemble de simulations restitue ainsi la variabilité naturelle de la population de racines observées.

À titre d'exemple, la figure 4 (1-2) représente quatre maquettes virtuelles tridimensionnelles de systèmes racinaires de palmiers à huile âgés de 1 mois, 1 an, 2 ans et 5 ans. Cette visualisation des maquettes permet de réaliser une première validation qualitative basée sur la confrontation « par expertise » de ces maquettes aux systèmes racinaires observés.

Applications pratiques

Occupation spatiale

Les maquettes numériques peuvent être mises en scène dans une plantation virtuelle créée par un logiciel approprié. Le respect des dispositifs traditionnels de plantation (9 m en triangle équilatéral) permet de visualiser, puis de quantifier l'occupation spatiale des systèmes racinaires en fonction de l'âge des palmiers. Cette quantification autorise un autre type de validation des simulations. Pour ce faire nous avons simulé des cartes d'impacts racinaires à l'aide d'une



grille virtuelle (figure 5). La confrontation de ces cartes avec les cartes d'impacts racinaires observés sur le terrain à l'aide d'une grille (réelle) de taille identique a été réalisée en comparant les histogrammes des nombres moyens de racines par horizons de sol. Les résultats se sont révélés satisfaisants (Jourdan, 1995b). Ensuite, il est possible de prévoir l'âge à partir duquel les systèmes racinaires des palmiers entrent en compétition pour l'espace et de préciser les horizons concernés (figure 6).

Répartition et estimation de la biomasse racinaire

La biomasse racinaire linéaire a été déterminée pour différentes racines au champ et un ajustement entre cette biomasse et le

diamètre des racines a été réalisé. Nous avons utilisé la fonction d'ajustement obtenue pour déterminer la biomasse linéaire des autres types racinaires afin d'estimer la biomasse racinaire des maquettes simulées.

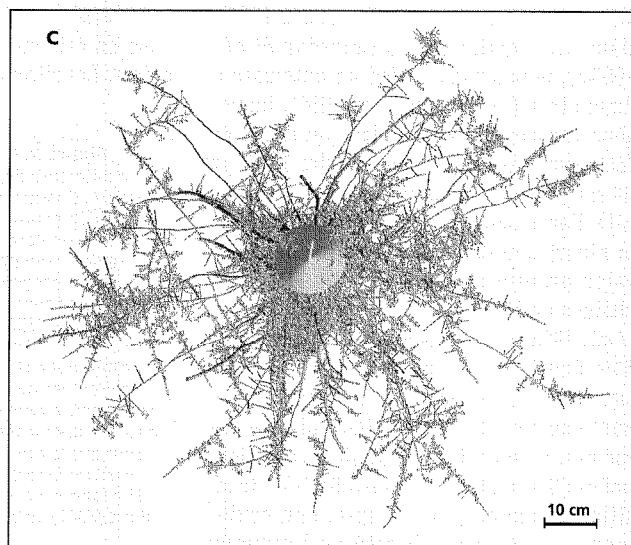
La biomasse racinaire totale simulée augmente de façon exponentielle dès la fin de la phase juvénile : elle passe de 0,02 t/ha pour des palmiers âgés de 1 an à 55 t/ha à 16 ans, en passant par 3 t/ha à 4 ans.

Afin d'évaluer la biomasse racinaire produite au cours d'une année,

nous avons calculé la biomasse racinaire totale d'un palmier en éliminant tout élagage des racines (tableau 2). Nous l'avons ensuite comparée à celle obtenue par la simulation du même palmier mais avec élagage pour estimer la biomasse racinaire annuelle élaguée. Le taux annuel d'augmentation de la biomasse racinaire est très élevé au cours des quatre premières années de la vie des palmiers mais son intensité diminue au cours du temps. Parallèlement, la part de biomasse racinaire élaguée chaque année, estimée par le modèle, augmente pour atteindre 80 % à 4 ans.

De plus, la comparaison des biomasses racinaires simulées avec celle des biomasses

Figure 4.
Visualisation des maquettes numériques tridimensionnelles de systèmes racinaires de palmiers à huile âgés de 1 mois (A, détail : B), et de 1 an (C). A et B sont vues de profil, C vue de dessus.
Display of three-dimensional numerical mock-ups of oil palm root systems aged 1 month (A, close-up B) and 1 year (C). A and B are side views and C an aerial view.



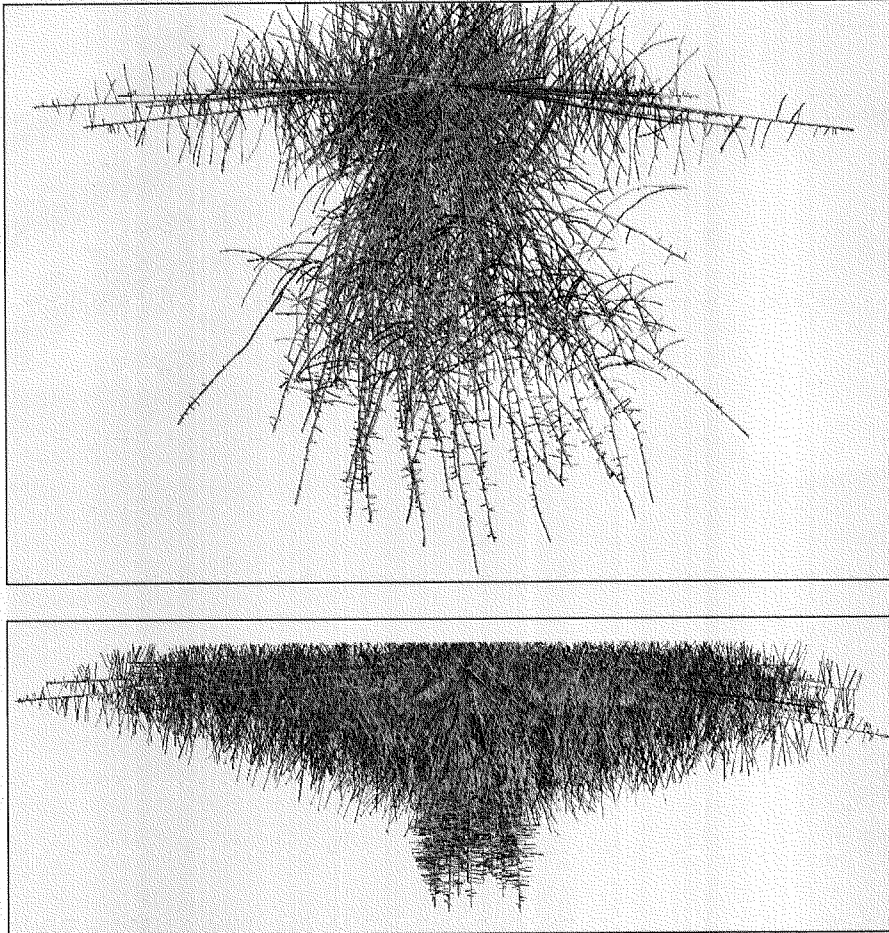


Figure 4. Visualisation des maquettes numériques tridimensionnelles de systèmes racinaires (RI ET RII) de palmiers à huile âgés de 2 ans (D), et 5 ans (E), vues de profil. *Display of three-dimensional numerical mock-ups of oil palm root systems aged 2 years (D) and 5 years (E), side views.*

En plantation virtuelle, les simulations montrent qu'à l'âge de 5 ans, la colonisation de l'espace par les zones absorbantes est presque totale en surface (figure 8) et à 7 ans on peut considérer que les horizons superficiels sont totalement colonisés. L'estimation de l'âge à partir duquel les racines de palmiers voisins entrent en compétition pour les éléments est donc possible. Ceci peut être mis en évidence par une technique de discrétisation de l'espace (voxélisation) qui détecte la présence de plusieurs racines en même temps dans un volume de sol donné.

Sur une maquette virtuelle, chaque racine est repérée dans l'espace et son diamètre est connu. Le calcul, par simulation, des surfaces absorbantes est dès lors possible, quel que soit l'âge du palmier (tableau 3). Pour un hectare de plantation de palmiers à huile âgés de 5 ans, la surface absorbante des racines tertiaires plus quaternaires, caractérisées comme « racines absorbantes » (Purvis, 1956), est 5 fois supérieure à celle des racines primaires plus secondaires, qualifiées de racines d'exploration (Jourdan, 1995b). Ces résultats montrent également :

- que 23 % de la surface racinaire totale est absorbante, dont la majeure partie (83,7 %) est assurée par les racines tertiaires (28,9 %) plus quaternaires (54,8 %) ;
- la part très faible, mais non négligeable (inférieure à 10 % de leur surface totale), des zones absorbantes des racines primaires et secondaires. Chez les autres racines, la part des zones absorbantes par rapport à leur surface totale est plus im-

racinaires observées au champ sur fosses constitue un troisième type de validation des maquettes virtuelles. La biomasse racinaire simulée obtenue dans ces conditions est de 25,4 t/ha, à comparer aux 31,4 t/ha observées par Rey (1988).

Localisation et estimation des surfaces absorbantes

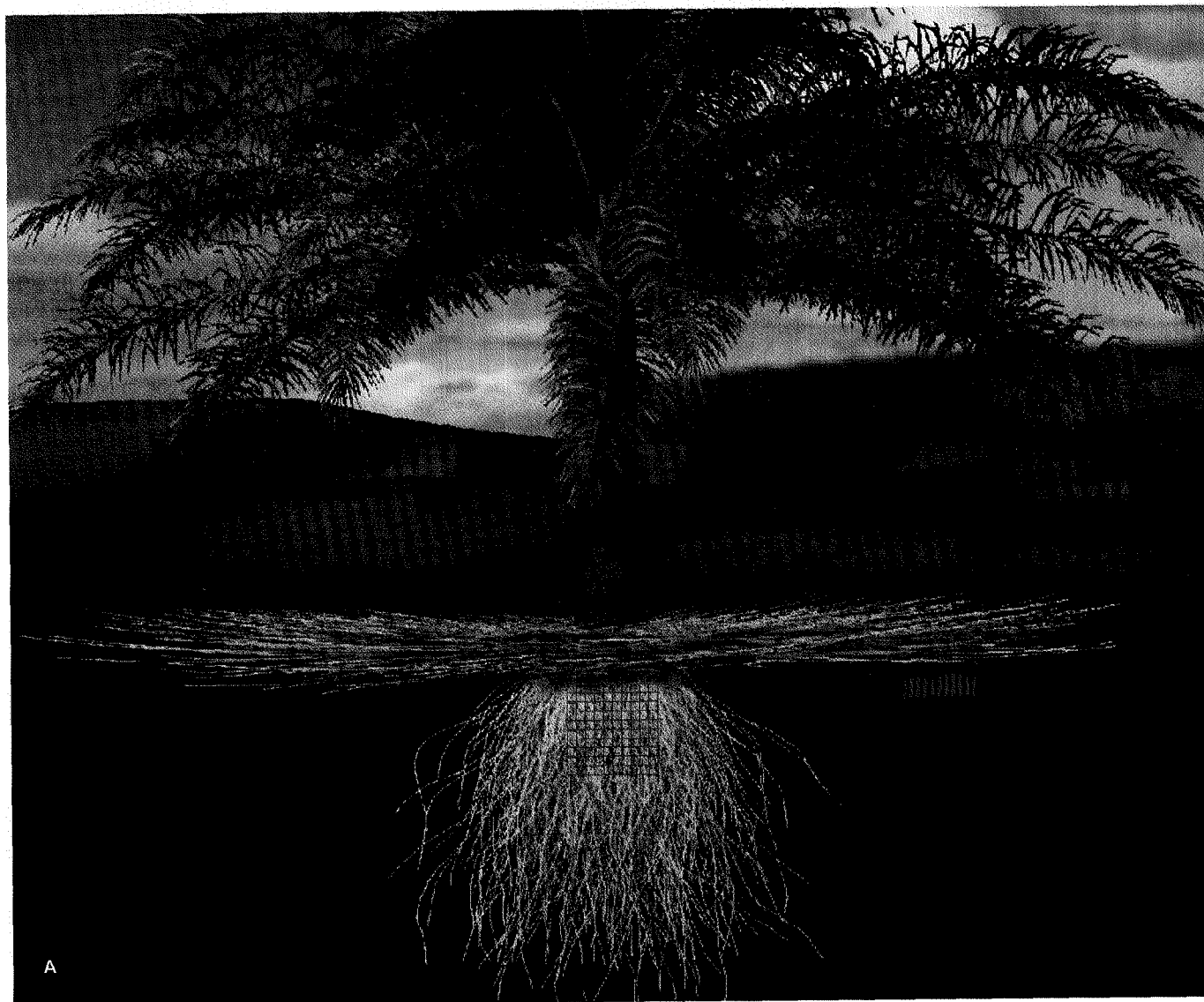
La localisation des zones absorbantes des racines a été réalisée par vidéodensitométrie d'indicateur coloré (Jourdan, 1995a). La longueur absorbante des racines est esti-

mée à partir des observations d'excrétion de protons sur profils longitudinaux. En effet, l'hypothèse retenue est que la zone d'absorption est caractérisée par la zone d'excrétion de protons. Cette hypothèse a été validée par une étude anatomique détaillée montrant que la zone d'absorption des éléments est localisée à proximité immédiate des apex dans la région où la différenciation cellulaire est peu poussée. Une fois les zones actives des différentes racines identifiées, on peut les visualiser sur maquettes numériques (figure 7).

Tableau 2. Estimation de la biomasse racinaire annuelle produite et élaguée chez un palmier au cours des 4 premières années de culture. / *Estimation of the root biomass produced and self-pruned annually in an oil palm during the first 4 years of cultivation.*

Années depuis la germination Years after germination	Biomasse racinaire annuelle (kg) Annual root biomass (kg)		Biomasse racinaire totale (kg) Total root biomass	
	sans élagage without self-pruning	élaguée with self-pruning	sans élagage without self-pruning	élaguée with self-pruning
1	0,17 (-) ²	0,05 (29,4 %)¹	0,17	0,05
2	3,65 (+ 2 047%)	0,88 (24,1 %)	3,82	0,93
3	18,42 (+ 405%)	11,14 (60,5 %)	22,24	12,07
4	54,74 (+ 197%)	44,08 (80,5 %)	76,98	56,15

(¹) : part de la biomasse annuelle élaguée par rapport à la biomasse annuelle produite, (²) : pourcentage d'augmentation entre l'année n et l'année n-1
(¹) : share of self-pruned annual biomass compared to annually produced biomass, (²) : percentage increase between year n and year n-1.



A

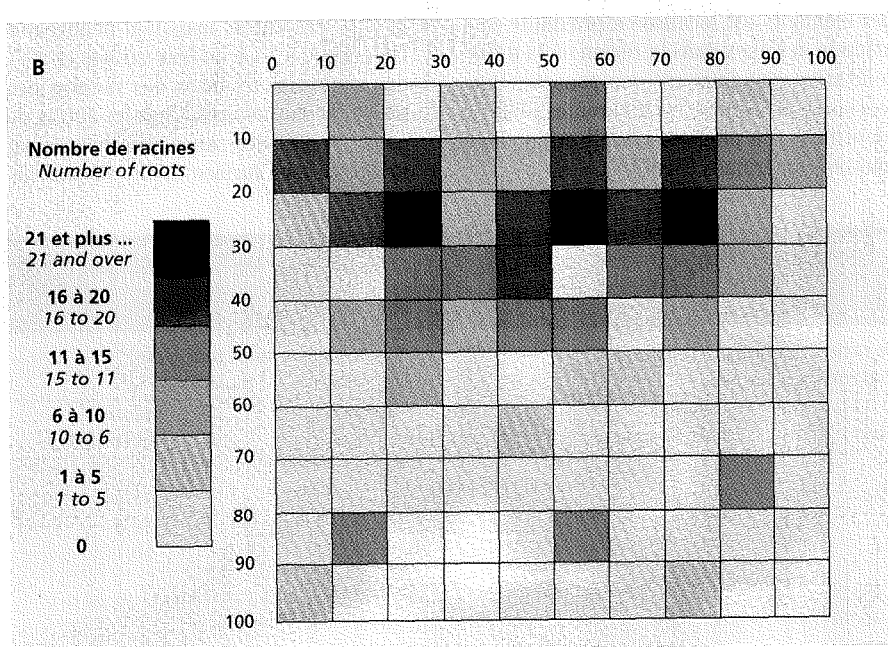


Figure 5. A. Simulation d'un palmier âgé de 8 ans avec deux grilles virtuelles permettant de calculer des cartes d'impacts racinaires virtuels. B. Présentation de la simulation d'une carte d'impact des racines primaires d'un palmier âgé de 10 ans à 1 mètre du plateau racinaire. A. Simulation of an 8-year-old oil palm with two virtual grids for calculation of the virtual root density maps. B. Simulation of a primary root density map for a 10-year-old oil palm 1 metre from the root-soil plate.

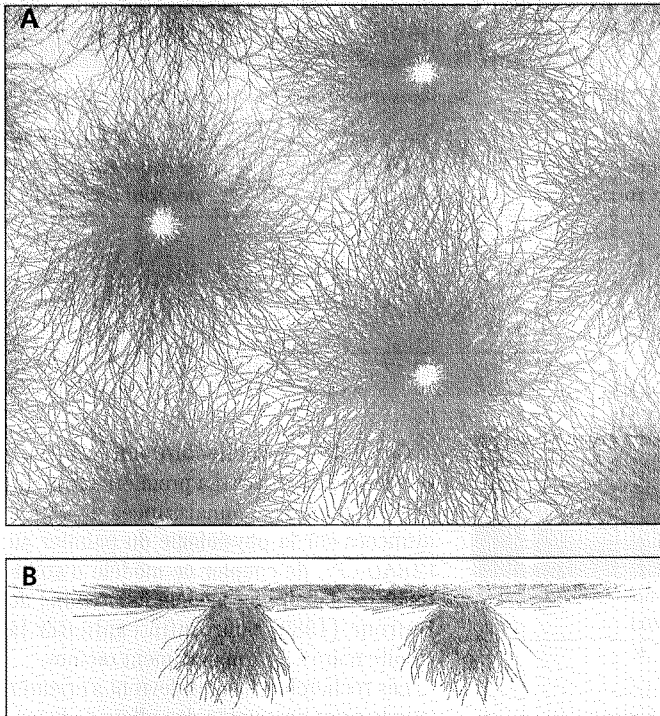


Figure 6. Simulation d'une plantation (143 arbres/ha) âgée de 7 ans vue de dessus (A) et de profil (B) mettant en évidence la compétition, pour l'espace, des racines primaires seules, dans les horizons superficiels. *Simulation of a 7-year-old plantation (143 palms/ha) seen from above (A) and from the side (B) revealing competition, for space, between primary roots alone in the upper horizons.*

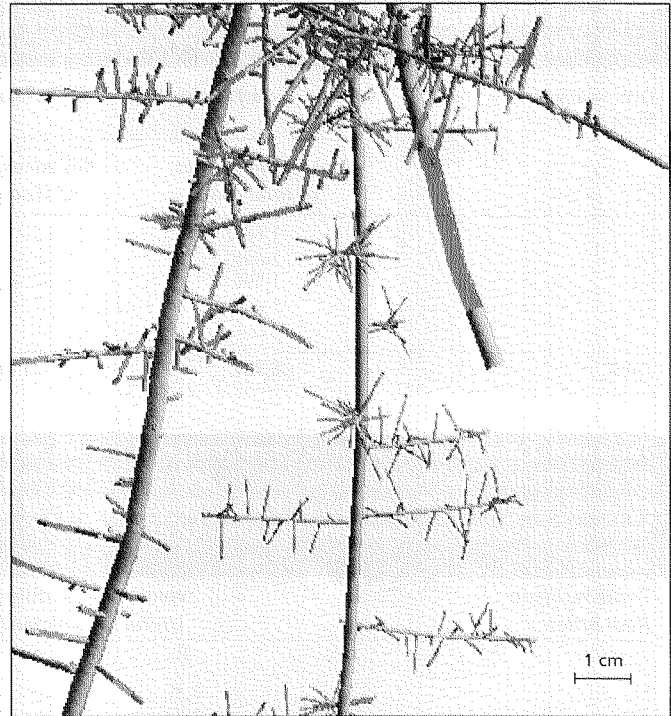
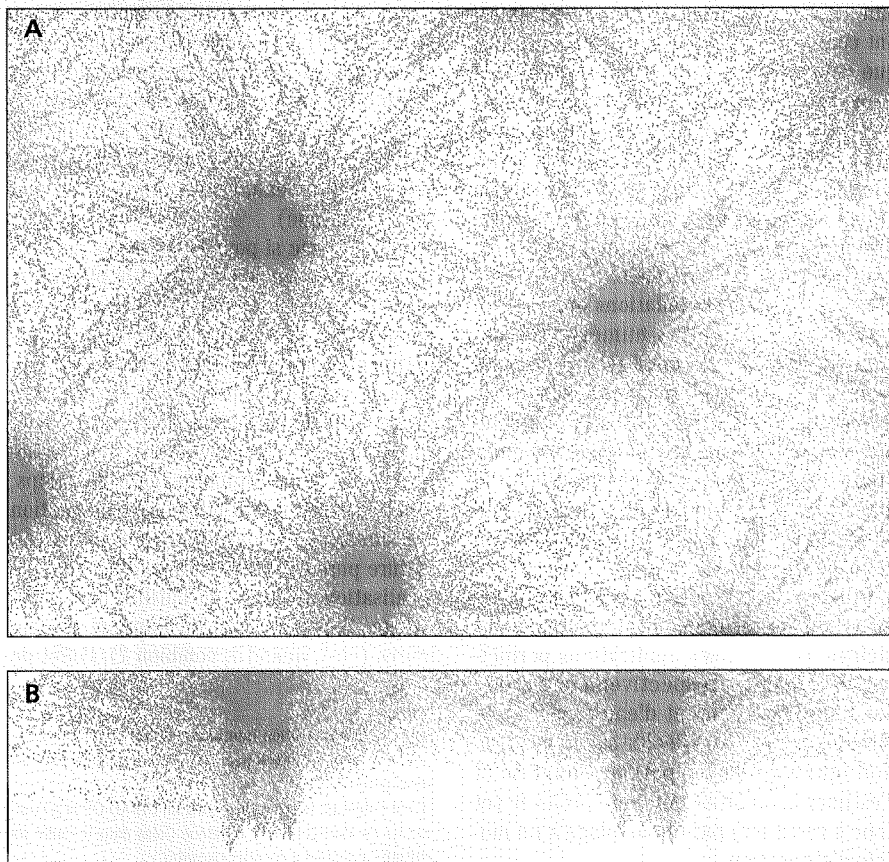


Figure 7. Visualisation des zones absorbantes (en rouge) sur un détail d'une maquette d'un système racinaire simulé, âgé de 3 mois. *Display of absorbent zones (in red) on a close-up of a mock-up of a simulated 3-month-old root system.*



portante (26 % chez les RIII) et devient même majoritaire chez les RIV (55 %).

Il est donc légitime de penser que la fonction de prélèvement des éléments chez le palmier est principalement réalisée par les racines quaternaires et plus modérément par les racines tertiaires mais il ne faut pas négliger le rôle joué par les racines primaires et secondaires dans cette fonction.

Estimation du volume de sol utile

Le volume de sol utile est défini comme le volume dans lequel l'absorption des éléments est possible au temps t . Pour l'estimer, nous devons connaître la taille du rhizocylindre, c'est-à-dire le volume de sol dans lequel les zones absorbantes prélèvent les éléments. Des estimations, fondées sur des mobilités ioniques, ont été réalisées pour les ions phosphate et potassium pour lesquels les rayons des rhizocylindres sont respectivement de 1 mm et de 1 cm (Callot *et al.*, 1982), pour une palmeraie d'un hectare âgée de 5 ans (tableau 4). La propor-

Figure 8. Simulation des zones absorbantes des RI et RII d'une plantation (143 arbres/ha), âgée de 5 ans vue de dessus (A) et de profil (B). *Simulation of the absorbent zones of RI and RII in a 5-year-old plantation (143 palms/ha), seen from above (A) and from the side (B).*

Tableau 3. Estimation des surfaces racinaires totales et absorbantes d'un hectare de plantation de palmiers à huile âgés de 5 ans. / *Estimation of the total and absorbent root areas in a one hectare plantation of 5-year-old oil palms.*

Ordre racinaire Root order	Surface (m ² /ha) / Area (m ² /ha)		Surfaces absorbantes / Absorbent surfaces	
	totale des racines of total roots	des zones absorbantes of absorbent zones	% sur total of total	% par ordre racinaire per root order
RI	1 887	119	1,86	6,30
RII	1 445	122	1,91	8,44
RIII	1 594	427	6,69	26,79
RIV	1 461	812	12,71	55,58
Total	6 387	1 480	23,17	23,17

Tableau 4. Estimation du volume de sol prospecté par les racines d'un hectare de plantation de palmiers à huile âgés de 5 ans, pour prélever le phosphore (P) et le potassium (K). / *Estimation of the soil volume explored by the roots in a one hectare plantation of 5-year-old oil palms for phosphorus (P) and potassium (K) uptake.*

Ordre racinaire Root order	Volume de sol utile (m ³ /ha) Useful soil volume (m ³ /ha)	
	P	K
RI	1,30	3,65
RII	1,73	8,09
RIII	8,60	56,40
RIV	21,73	166,92
Total	33,36	235,06

tion par rapport au volume de sol potentiellement exploitable à cet âge (10 000 m² x 4 m de profondeur maximum) reste faible, surtout pour le phosphate.

Conclusions et perspectives

Les différents types racinaires du palmier, répertoriés par l'analyse architecturale, s'ordonnent selon un gradient morphogénétique. Cette classification forme un continuum racinaire que nous avons formalisé au travers d'un axe théorique (axe de référence) qui regroupe toutes les caractéristiques des divers types racinaires ainsi que leur séquence de développement.

La modélisation mathématique de l'architecture et du développement du système racinaire a été réalisée à l'aide de modèles stochastiques simples (lois de probabilité de type géométrique, binomiale,...) ou plus complexes (automates).

Les comparaisons des simulations avec des jeux de données issus de parcelles et de plantations différentes (conditions pédo-climatiques proches) et obtenus par des techniques et des personnes variées, ont permis de valider le modèle selon quatre approches, une qualitative et trois quantitatives (Jour-

dan, 1995b). Cependant, les observations qui ont conduit à l'élaboration du modèle, ainsi que celles l'ayant validé, ont été réalisées dans des conditions homogènes, en l'absence de contraintes majeures. Il sera utile dans l'avenir de valider le modèle dans des conditions pédoclimatiques différentes de celles rencontrées en Côte d'Ivoire, afin d'identifier les paramètres stables et les paramètres sensibles du modèle.

Les résultats de simulations obtenus, au travers des maquettes numériques, ouvrent le champ à de nombreuses applications actuelles et futures. Les applications disponibles concernent (I) la caractérisation de l'occupation spatiale des systèmes racinaires au champ, (II) l'estimation et la répartition de la biomasse racinaire totale ou par type de racines, (III) la localisation et la quantification des surfaces absorbantes et (IV) l'évaluation du volume de sol utile pour les éléments, exploré par les racines. Ces diverses applications permettent d'envisager respectivement l'étude des flux de carbone et d'eau dans le système racinaire, de réfléchir sur la localisation optimale de l'apport des engrais et d'estimer la quantité minérale prélevée (et donc à restituer) par un couplage à un modèle d'absorption.

Ce modèle d'architecture offre de nombreuses perspectives. La première envisage, compte tenu des connaissances déjà bien avancées sur la physiologie du palmier au CIRAD-CP¹, de coupler ce modèle d'architecture racinaire au modèle fonctionnel de Dufrène (1989) pour enfin expliciter la « boîte noire » du compartiment racines.

Les recherches futures devront s'orienter vers la prise en compte des effets de l'environnement sur les racines et plus globalement des interactions racines-racines² et sol-racines. La modélisation des phénomènes complexes de compétition racinaire peut alors être envisagée. Cela nécessite la réalisation de logiciels appropriés (AMAP-para) qui, par leur structure informatique (Blaise, 1991 ; de Reffye *et al.*, 1995), permettront aux axes en croissance de tenir compte, à tout moment, de leurs relations avec le milieu (hétérogénéité du substrat, taux d'occupation de l'espace, compacité du sol, teneur en eau, en éléments et en matière organique).

Enfin, même si pour l'instant les applications directes sur le palmier et la plantation sont limitées, le champ d'application des perspectives agronomiques offertes par l'expérimentation virtuelle est très vaste. Par le biais de simulations préalables, l'expérimentation virtuelle permettra, entre autres, l'optimisation de l'expérimentation réelle (simplification des protocoles, gain de temps, problématique mieux ciblée,...), l'estimation des densités de plantation optimales (en culture pure et/ou en cultures associées), la localisation optimale ou l'utilité d'un sous-solage, l'optimisation de l'apport des fumures (où ?, quand ?, combien ?), l'effet de

¹Centre de coopération internationale en recherche agronomique pour le développement. Département des cultures pérennes.

²C'est l'objet de la thèse, en cours, au CIRAD-CP et à l'université de Montpellier II, d'Hélène Colas dans le cadre de cultures associées « cocotier-cacaoyer ».

diverses techniques culturales (optimisation de l'élagage, entretien de la plantation adans, ronds..., cultures intercalaires...).

Au-delà des différentes applications agronomiques qu'elles génèrent, la modélisation mathématique et la simulation de

l'architecture et du fonctionnement des végétaux sont de formidables outils de synthèse conduisant à l'approfondissement de nos connaissances et avec lesquels les recherches futures devront progresser. ■

Remerciements : les auteurs remercient M. Kouamé Brou, directeur de la station IDE-FOR-DPO de La Mé en Côte d'Ivoire, pour les matériels et personnels qu'il a bien voulu mettre à leur disposition afin de mener à bien leurs expérimentations.

Bibliographie / References

- ATGER C., 1992. Essai sur l'architecture racinaire des arbres. Thèse de doctorat, Université Montpellier II, France, 287 p.
- BACHY A., 1964. Tropisme racinaire du palmier à huile. *Oléagineux* 19 (11) : 684-685.
- BARBER S.A., SILBERBUSH H.M., 1984. Plant root morphology and nutrient uptake. In: Roots, nutrient and water influx and plant growth. ASA Special publ. 49 : 65-87.
- BÉNARD G., DANIEL C., 1971. Economie de l'eau en jeunes palmeraies sélectionnées du Dahomey. Castration et sol nu. *Oléagineux* 26 (4) : 225-232.
- BLAISE F., 1991. Simulation du parallélisme dans la croissance des plantes et applications. Thèse de doctorat, Université Louis Pasteur, Strasbourg, France, 186 p.
- BLAND W.L., JONES C.A., 1992. Improved root growth and water uptake in the epic model. *J. Plant Nut.* 15 (6-7) : 1039-1046.
- CALIMAN J.P., 1990. Dégradation de propriétés physiques conditionnant la fertilité des sols sous culture de palmier à huile en Côte d'Ivoire. Essai de correction. Thèse de 3e cycle, Université de Bourgogne, Dijon, France, 219 p.
- CALLOT G., Chamayou H., Maertens C., Salsac L., 1982. Mieux comprendre les interactions sol-racines : incidence sur la nutrition minérale. Paris, France, INRA, 325 p.
- COUTTS M.P., 1983. Root architecture and tree stability. *Plant Soil* 71 : 171-188.
- DIGGLE A.J., 1988. ROOTMAP-a model in three dimensional coordinates of the growth and structure of fibrous root systems. *Plant Soil* 105 : 169-178.
- DUFOR O., OLIVIN J., 1985. Evolution des sols de plantation de palmiers à huile sur savane. *Oléagineux* 40 (3) : 113-123.
- DUPRENE E., 1989. Photosynthèse, consommation en eau et modélisation de la production chez le palmier à huile (*Elaeis guineensis* Jacq.). Thèse de 3e cycle, Université Paris XI, Orsay, France, 169 p.
- FITTER A.H., 1991. The characteristics and functions of root systems. In : Plants roots: the hidden half, Y. Waisel; U. Kafkafi et A. Eshel éd., New York, Etats-Unis, Marcel Dekker, p. 3-25.
- FRÉMOND Y., ORGIAS A., 1952. Contribution à l'étude du système racinaire du palmier à huile. *Oléagineux* 7 (6) : 345-350.
- GERWITZ A., PAGE E.R., 1974. An empirical mathematical model to describe plant root systems. *J. Appl. Ecol.* 11 : 773-781.
- HALLÉ F., OLDEMAN R.A.A., 1970. Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux. Paris, France, Masson, coll. Monographies de botanique et de biologie végétale 6, 178 p.
- JOURDAN C., 1995a. Modélisation de l'architecture du système racinaire du palmier à huile. Une application pratique : estimation du volume de sol utile pour le potassium et le phosphore. In : Compte-rendu du séminaire : La racine et le système racinaire du groupe d'étude de l'arbre, Orléans, France, 6-7 avril 1995. Orléans, France, INRA, p. 15-19.
- JOURDAN C., 1995b. Modélisation de l'architecture et du développement du système racinaire du palmier à huile. Thèse de doctorat, Université Montpellier II, France, 243 p.
- JOURDAN C., REY H., GUÉDON Y., 1995a. Modelling of the branching process of the root system of young oil palm seedlings. A Markovian approach. In: Structure and function of roots. F. Baluska, M. Ciamporova, O. Gasparikova et P.W. Barlow éd., Kluwer Academic Publishers, p. 113-119.
- JOURDAN C., REY H., GUÉDON Y., 1995b. Architectural analysis and modelling of the branching process of the young oil-palm root system. *Plant Soil* 177 : 63-72.
- LAFOLIE F., BRUCKLER L., TARDIEU F., 1991. Modeling root water potential and soil-root water transport. I. Model presentation. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 55 : 1203-1212.
- LE ROUX Y., 1994. Mise en place de l'architecture racinaire d'*Hevea brasiliensis*. Etude comparée du semis et de la microbouture. Thèse de doctorat, Université d'Aix-Marseille III, France, 295 p.
- LUNGLEY D.R., 1973. The growth of root systems: a numerical computer simulation model. *Plant Soil* 38 : 145-159.
- OLDEMAN R.A.A., 1974. L'architecture de la forêt guyanaise. Paris, France, ORSTOM, coll. Mémoires 73, 204 p.
- OLIVIN J., OCHS R., 1978. Propriétés hydriques des sols et alimentation en eau des oléagineux pérennes en Afrique de l'Ouest. *Oléagineux* 33 (1) : 1-12.
- OLLAGNIER M., OCHS R., 1972. Les déficiences en soufre du palmier à huile et du cocotier. *Oléagineux* 27 (4) : 193-198.
- PAGES L., JORDAN M.O., PICARD D., 1989. A simulation model of the three-dimensional architecture of maize root system. *Plant Soil* 119 : 147-154.
- PAGES L., LE ROUX Y., THALER P., 1995. Modélisation de l'architecture racinaire. *Plant. Rech. Développement* 2 (1) : 19-34.
- PURVIS C., 1956. The root system of the oil palm: its distribution, morphology and anatomy. *J. W. Afr. Inst. Oil Palm Res.* 1 (4) : 60-82.
- REFFYE P. de, DINOUARD P., BARTHÉLÉMY D., 1991. Modélisation et simulation de l'architecture de l'orme du Japon *Zelkova serrata* (Thunb.) Makino (*Ulmaceae*) : la notion d'axe de référence. In : Actes du 2e colloque international sur l'arbre. *Naturalia Mompeliensia* (A7) : 251-266.
- REFFYE P. de, HOULIER F., BLAISE F., BARTHÉLÉMY D., DAUZAT J., AUCLAIR D., 1995. A model simulating above- and below-ground tree architecture with agroforestry applications. *Agroforestry Systems* 30 : 175-197.
- RENARD J.L., 1976. Diseases in Africa and South America. In: Oil palm research. R.H.V. Corley, J.J. Hardon et B.J. Wood éd., Amsterdam, Pays-Bas, Elsevier, p. 447-466.
- REY H., 1988. Analyse et exploitation des profils hydriques sous palmeraie. Paris, France, IRHO-CIRAD, 50 p. (document interne).
- RUER P., 1967a. Répartition en surface du système racinaire du palmier à huile. *Oléagineux* 22 (8-9) : 535-537.
- RUER P., 1967b. Morphologie et anatomie du système racinaire du palmier à huile. *Oléagineux* 22 (10) : 595-599.
- RUER P., 1968. Contribution à l'étude du système racinaire du palmier à huile. Thèse de docteur ingénieur, Université de Paris, France, 116 p.
- Tailliez B., 1971. Le système racinaire du palmier à huile sur la plantation de San Alberto (Colombie). *Oléagineux* 26 (7) : 435-447.
- Tinker P.B., 1976. Soil requirements of the oil palm. In: Oil palm research, R.H.V. Corley, J.J. Hardon et B.J. Wood éd., Amsterdam, Pays-Bas, Elsevier, p. 165-174.
- Turner P.D., 1981. Oil palm diseases and disorders. Oxford, Royaume-Uni, Oxford University, 280 p.
- WRIGHT J.O., 1951. Unusual features of the root system of the oil palm in West Africa. *Nature* 168 : 748.
- Yampolsky C., 1922. A contribution to the study of the oil palm, *Elaeis guineensis* Jacq. *Bull. Jard. Bot. Buitenzorg, Sér. 3*, 5 : 107-174.

Oil palm root architecture: modelling and simulation

Jourdan C.¹, Rey H.²

¹ CIRAD-CP, BP 5035, 34032 Montpellier Cedex 1, France

² CIRAD-GERDAT, unité de modélisation des plantes, BP 5035, 34032 Montpellier Cedex 1, France

Meticulous root observations are used in mathematical models. Simulations are validated by comparing them with the situation in the field. Three-dimensional numerical mock-ups can be used, for example, to locate and estimate root biomass, quantify absorbent roots, and assess the useful volume of soil for each nutrient taken up by them.

Through its different functions, the root system is essential to plant life and deserves particular attention. It is in fact directly responsible for supplies of water and mineral salts to the whole plant. Besides its anchoring role (Coutts, 1988), it is also involved in assimilate storage and hormonal regulation within plants (Fitter, 1991).

Although the oil palm, *Elaeis guineensis* Jacq., has been grown since the turn of the century for its high oil yields, knowledge of its root system has remained scanty, yet it is often the target of parasite and fungus attacks (Renard, 1976; Turner, 1981). A lack or excess of nutrients can cause deficiencies or toxicity, which are usually harmful to the plant and to the plantation as a whole (Ollagnier and Ochs, 1972).

Paradoxically, the surroundings of the oil palm root system have been studied more than the actual roots. Indeed, earlier studies often concentrated on characterizing and monitoring the changes in soils under oil palm (Caliman, 1990; Dufour and Olivin, 1985; Tinker, 1976) and on the hydric properties of such soils (Olivin and Ochs, 1978; Rey, 1988). Only a few studies deal with the effects of the environment (Bachy, 1964; Ruer, 1968) or agricultural practices (Bénard and Daniel, 1971) on oil palm root system development. Root distribution and the location of their absorbent zones have also come under particular scrutiny with a view to optimizing fertilizer applications (Ruer, 1967a; Tailliez, 1971), or for water supply problems (Ruer, 1968).

Although some authors (Frémond and Orgias, 1952; Purvis, 1956; Ruer, 1967b; Wright, 1951; Yampolsky, 1922) have described the different axes making up this root system, in varying degrees of detail, very few (Purvis, 1956; Ruer, 1968) have examined its overall structure or its architecture, and nobody has looked at formation and growth dynamics. Fundamental work was therefore launched in 1992 to characterize and model the architecture and development of the oil palm root system and create new tools for agronomists. The authors used architectural analysis followed by mathematical modelling to

identify, quantify and model the various processes involved in root system construction.

Over the last two decades, several growth, architecture and functioning models have been developed. They take the form of structural static models (Gerwitz and Page, 1974), dynamic models of root system growth and development (Lungley, 1973), water uptake models (Lafolie *et al.*, 1991) mineral uptake models (Barber and Silberbush, 1984), combined growth and uptake models (Bland and Jones, 1992) or, lastly, mathematical models of root architecture (Diggle, 1988; Le Roux, 1994; Pagès *et al.*, 1989 and 1995). In this case, the authors used stochastic models (de Reffye *et al.*, 1991) based on a numerical analysis of meristem functioning. The models can reproduce the plant structure and its development throughout the life of the plant. Simulation of such models gives virtual 3-D mock-ups of the plant, which can be displayed on a computer screen. Subsequent post-processing can be carried out and virtual trials undertaken that may lead on to agricultural applications.

This article sets out to describe the overall approach taken which, with the help of modelling and simulation, enabled us to shift from field observations to agricultural applications, four examples of which are given below.

Architectural analysis of the root system

Architectural analysis, invented by Hallé and Oldeman (1970) on the above-ground parts of tropical trees, is based on a study of meristem functioning in the axes making up the system. We applied these notions to our study to characterize the oil palm root system.

We did this by attempting to define homogeneous groups of roots based on morphological and anatomical criteria. It was an easy matter to draw up a classification by referring exclusively to topological order, but several types of roots belonging to the same topological order were identified (Purvis, 1956). A typology was therefore necessary for more effective characterization, as time went by, of the different groups of oil palm

roots. It was based on morphological criteria: length, diameter and colour of the axes, branching method, formation sequence over time, branching angle and spatial arrangement. This study was therefore strictly based on observation.

During the juvenile phase (0 to 1 year), we identified among order 1 roots, the radicle (preformed within the embryo) and two types of adventitious roots (emitted by the root-soil plate). Three types of lateral formations were also characterized: (I) so-called "long" roots (length > 50 cm), (II) "medium-length" roots (1.5 cm < l < 50 cm) and (III) so-called "short" roots (l < 1.5 cm). The "long" roots branched and bore "medium-length" and "short" roots in varying proportions, the "medium-length" roots only bore "short" roots, which did not branch.

In the field, two types of primary roots (RI) were described (figure 1): RI VD or vertical downward growing RI and RI H or horizontal RI. Their number increased steadily up to the age of 11 years, when the quantity of RI VD stabilized and the quantity of RI H continued to increase. These two types of RI differed in their number, direction of growth, diameter and types of roots borne by them. The RI VD had a diameter of between 0.4 and 0.5 cm and bore mostly horizontal RII (RII H), which presented limited branching, were short and distributed around the entire circumference of the RI, whereas the RI H, with a diameter of between 0.5 and 0.8 cm, bore both vertical upward growing RII (RII VU), of medium length with much branching, and vertical downward growing RII (RII VD), which were very long with limited branching. The very precise direction of growth of these RII, either upward or downward, gives the RI H bilateral symmetry, which differs clearly from the radial symmetry of the RI VD. Under oil palms, at less than 50 cm from the root-soil plate, the RI (especially the RI VD) were found to bear numerous relay axes emitted after the death and self-pruning of successive bearing axes. All the RII in the field emitted RIII, at an average angle of 90°, which could only be distinguished between using size and branching criteria. The RIII borne by the RII H and the RIII borne by the RII VD were generally

shorter and much less branched than those borne by the RII VU. The barely branched RIII, which were especially found deep down, were called dRIII; the highly branched RIII, found mostly in the surface horizon, were called sRIII. All the RIII bore identical RIV.

To sum up, 6 types of roots were found at the juvenile stage and 8 types at the adult stage (table 1). The latter are grouped under the oil palm "root architectural unit" (Atger, 1992) (table 1).

Modelling and formalizing the processes

Growth

Root growth was described from dynamic monitoring in mini root-growth chambers (minirhizotrons) in the case of young oil palms, and in field rhizotrons for adult oil palms in the field. The parameters for the mathematical models of growth processes were estimated for each root type.

The roots were characterized by continuous, steady growth, without any apparent rhythmicity. The fastest mean growth rates were observed in the nursery for the RI (1 cm/day), and the lowest occurred in the field for the RIII and RIV (0.1 cm/day). Under the conditions in Côte d'Ivoire, RI at the adult stage had an annual mean growth rate of around 0.3 cm/day, corresponding to an increase of around a metre per year.

As growth was steady over a long period, we adjusted the root length histograms using shifted binomial laws (figure 2A). Given the equivalence of the values obtained for all the root types, we attributed a constant elongation probability of 0.8 to all the roots (Jourdan, 1995b).

Death

When conditions become unsuitable (water stress, compacted soil, etc.), or if subjected to trauma, oil palm root tips can become necrotized and root growth stops. The halt in growth may be temporary, since numerous cases of relay roots produced by reiteration have been observed (Oldeman, 1974). Apex death does not therefore always mean axis death, but it is difficult to predict whether a replacement root will be produced. Our observations led us to characterize axis mortality processes according to the maximum length reached for a given oil palm age. We defined an arbitrary division of cumulated mortality probability (P_{cm}) into several categories. For each mortality category there was a segment of root for which the mortality probability remained constant throughout its development. This division was made with reference to the shape of the

mortality curve (figure 2B). As for the growth process, the mortality process was managed step by step during growth.

Self-pruning

Under controlled growing conditions, the life span of the RIV was 3 to 4 weeks. When growth was monitored in minirhizotrons, some dead RIV self-pruned around two months after their emission date. "Natural" self-pruning of roots therefore seemed to occur a month after death. For the other roots, given the absence of significant criteria under both controlled and natural conditions, self-pruning of dead axes was formalized by putting forward strong hypotheses. In our case, we adopted the hypothesis of a death process by exhaustion. The reasoning behind it is based on the fact that a dead axis cannot self-prune unless all its lateral formations have also died and self-pruned. The reasoning is recurrent for all types of lateral roots.

Branching

Under the branching process, borne roots are initiated sequentially and continually near the apex of the bearing root, thereafter emerging at varying distances from the apex. Branched roots are therefore characterized by a zone bearing the emitted roots and an unbranched apical zone. The branching is said to be acropetal: the youngest roots are the furthest away from the base of the root. Borne root distribution on the bearing axis is more or less regular, and no change in rooting density along the axes has been observed; oil palm root branching is diffuse.

The branching process was formalized by an non-oriented automaton type stochastic model represented by Markov chains. This was made possible by AMAPmod, a specific software (de Reffye *et al.*, 1995). We started off (Jourdan *et al.*, 1995a), with a two-state automaton (unbranched, branched) that was uniform (process independent from state rank on the bearing axis) and of order 1 (rank state n only depends on rank state $n-1$). We then took into account the distribution of the various lateral roots produced by using four-state Markov chains (Jourdan *et al.*, 1995b). The probabilities of transition from one state to the other characterized the succession of borne roots on the bearing axis, taking into account the immediate surroundings of these roots; they are conditional probabilities (figure 2C). The transition probabilities therefore took into account not only the state of the preceding elementary length unit, but also the nature of the borne axis. The automaton was therefore able to reproduce the succession of different types of lateral formation borne by the axis that initiated them.

Branching time lapse

The branching time lapse is the time between when a bearing root initiates a lateral root and when it appears on its surface. This time can be translated in terms of length, via the growth rate of the bearing root. The branching time lapse is therefore represented by the distance between the last lateral root to emerge and the apex of the bearing root. The process is characterized by the length of the unbranched apical zone (LUAZ). The LUAZ of all root types is generally stable over a long period. The LUAZ histogram for the roots as a whole, which is unimodal, was adjusted using a shifted binomial law (figure 2D).

Geometry

The geometrical parameters of root systems generally reflect the spatial distribution of roots. Measuring these parameters amounts to characterizing RI emission angles on the root-soil plate, the angles of insertion between the bearing and borne axes, radial distribution of the RI around the oil palms and of the roots borne on their bearing axes, and lastly the general direction of root growth in the soil (figure 2E).

The emission angles were between 15° and 90° from horizontal. The angles of insertion of the different lateral roots on their bearing axis were always very close to 90°. The RI were distributed radially and uniformly around the palms and no rhizotaxy was detected for any of the root types. The main directions of growth for each root type in the field have already been described in the architectural analysis.

The geometrical parameters were not subjected to in-depth modelling; their various mean values were entered directly into the model, combined with probabilities of variation around these values.

Of the geometrical parameters common to all the roots, two additional phenomena were considered:

- as root growth was not strictly straight, we attributed a probability of slight random trajectory deviations to each root;
- as oil palm roots retain a constant diameter throughout their life span, the module relative to axis thickening over time was not used.

Synthesis: reference axis

All the parameters of the different models were combined and ordered according to an increasing degree of differentiation in a single mathematical model called "reference axis". This theoretical axis was simulated by a finite orientated automaton which formalized the topology of the oil palm root system, its typology revealed by architectural analysis, the parameters of the previously modelled processes, including the geometrical parameters, along with how all this developed over time.

For instance, the formal representation of the radicle architecture by the reference axis is shown in diagrammatic form in figure 3. Based on this reference axis, it was subsequently possible to re-constitute the architecture of the different parts of the oil palm root system by defining an automaton with 725 stages that permits its simulation from 0 to 25 years (Jourdan, 1995b).

Simulation, display and validation

The parameter values for the reference axis were contained in a "parameter file", which served as the basis for the simulation carried out with the growth generator of the AMAPsim software (de Reffye *et al.*, 1995). Simulation produces a three-dimensional numerical mock-up, also known as a virtual mock-up, which can be displayed on a computer screen using an appropriate program. The final step was to check the coherence of the overall approach and the results obtained using these numerical mock-ups by comparing them to field observations using various qualitative or quantitative means: this was the validation phase.

The simulation calculation interval was one day and the maximum duration authorized for oil palm root system growth was 25 years. Each numerical mock-up resulted from a comparison of random numbers (initialized by a "random seed") with the probability values of the previously entered laws (Monte Carlo method; de Reffye *et al.*, 1991). In this way, a set of simulations reproduced the natural variability of the root population under observation.

For example, figure 4 shows four 3-D virtual mock-ups of oil palm root systems aged 1 month, 1 year, 2 years and 5 years. This display of mock-ups was used for an initial qualitative validation based on an "assessment" comparison of these mock-ups with the root systems actually observed.

Practical applications

Spatial occupation

Numerical mock-ups can be displayed in scenes of a virtual plantation created by appropriate software. By respecting conventional planting designs (9 m equilateral triangles), it is possible to display, then quantify spatial occupation by the root systems depending on the age of the palms. Such quantification offers another way of validating simulations. We proceeded by simulating root density maps using a virtual grid (figure 5). These maps were compared to the root density maps observed in the field using a grid (real) of the same size, comparing the histograms of the mean numbers of roots per soil horizon. The results were satisfactory (Jourdan, 1995b). It was thus possible to predict from what age oil palm root systems start to compete with

each other for space and determine which horizons were involved (figure 6).

Root biomass distribution and estimation

Linear root biomass was determined for different roots in the field and an adjustment was made between that biomass and the root diameters. We used the adjustment function obtained to determine the linear biomass of the other root types, so as to estimate the root biomass of simulated mock-ups.

Simulated total root biomass increased exponentially from the end of the juvenile phase onwards: it increased from 0.02 t/ha for 1-year-old palms through 3 t/ha at 4 years to 55 t/ha at 16 years.

We calculated the total root biomass of an oil palm, in order to evaluate the root biomass produced throughout the year, without taking root self-pruning into account (table 2). We then compared it to that obtained by simulation of the same palm, but taking self-pruning into account this time, in order to estimate the root biomass that had been self-pruned during the year. The annual increase in root biomass was very high in the first four years of the oil palm's life, but the intensity decreased with time. At the same time, the share of root biomass self-pruned each year, estimated by the model, increased to reach 80% at 4 years.

In addition, a comparison between simulated root biomasses and the root biomasses observed in the field in trenches was the third way in which the virtual mock-ups were validated. The simulated root biomass obtained under these conditions was 25.4 t/ha, as opposed to 31.4 t/ha observed by Rey (1988).

Locating and estimating the absorbent surfaces

The absorbent surfaces of the roots were located by dye indicator videodensitometry (Jourdan, 1995a). The absorbent length of the roots was estimated from observations of proton excretion along their longitudinal profiles. In fact, the hypothesis put forward was that the absorption zone is characterized by the proton excretion zone. This hypothesis was proved by a detailed anatomical study which showed that the nutrient absorption zone is located in the immediate vicinity of the apex in the region where there is little cell differentiation. Once the active zones of the different roots had been identified, we were able to display them on the numerical mock-ups (figure 7).

In a virtual plantation, the simulations showed that at 5 years old, soil colonization by the absorbent zones is almost total in the topsoil (figure 8) and at 7 years the surface horizons can be considered to be totally colonized. It was

thus possible to estimate the age at which neighbouring oil palm roots start competing with each other for nutrients. This can be shown by a space discretization technique (voxellization), which detects the presence of several roots at the same time in a given volume of soil.

On a virtual mock-up, each root is identified in space and its diameter is known. The absorbent surfaces can then be calculated, by simulation, irrespective of palm age (table 3). For one hectare of 5-year-old oil palms, the absorbent surface of the tertiary plus quaternary roots, called "absorbent roots" (Purvis, 1956), was five times greater than that of the primary plus secondary roots, called "exploration roots" (Jourdan, 1995b). These results also showed:

- that 23% of the total root surface was absorbent, most of which (83.7%) was accounted for by tertiary roots (28.9%) plus quaternary roots (54.8%);
- the very small, though not negligible size (less than 10% of their total surface), of the absorbent zones on primary and secondary roots. On the other roots, the absorbent zones represented a larger share of the total surface (26% on the RIII) and even the largest share on the RIV (55%).

It was therefore reasonable to assume that the nutrient uptake function in the oil palm is primarily ensured by the quaternary roots and to a lesser degree by the tertiary roots, but the role played by the primary and secondary roots in this function should not be overlooked.

Estimating the useful soil volume

The useful soil volume is defined as being the volume from which nutrient uptake is possible at time *t*. In order to estimate it, we needed to know the size of the rhizocylinder, i.e. the volume of soil from which the absorbent zones took up nutrients. Estimates based on ionic mobility were carried out for the phosphate and potassium ions, for which the rhizocylinders were 1 mm and 1 cm respectively (Callot *et al.*, 1982), for a one hectare planting of 5-year-old oil palms (table 4). The proportion compared to the potentially exploitable soil volume at that age (10,000 m² x 4 metres maximum in depth) remained small, especially for phosphate.

Conclusions and prospects

The different oil palm root types, identified by architectural analysis, were ordered according to a morphogenetic gradient. This classification formed a root continuum, which we formalized by means of a theoretical axis (reference axis) which combined all the characteristics of the different root types, along with their development sequence.

The architecture and development of the root system were modelled mathematically using

simple stochastic models (geometrical and binomial type laws of probability) or more complex models (automata).

By comparing simulations with sets of data obtained from different plots and plantations (similar soil and climatic conditions) obtained by various people using different techniques, we were able to validate the model in four ways, one qualitative and three quantitative (Jourdan, 1995b). However, the observations used to develop the model, along with those used to validate it, were carried out under uniform conditions, without any major constraints. It would now be worthwhile validating the model under soil and climatic conditions different from those found in the Côte d'Ivoire, so as to identify the stable and sensitive parameters of the model.

The simulation results obtained through numerical mock-ups open up the way for numerous current and future applications. Current applications involve (I) characterization of the spatial occupation of root systems in the field, (II) estimation and distribution of total root biomass, or by root type, (III) location and quantification of absorbent surfaces and (IV) evaluation of the useful soil volume for nutrients, explored by the roots. These various applications open up the way respectively for a study of carbon and water flow within the root system, an investigation of the best place to apply fertilizers, and an estimation of the amount of mineral

fertilizer taken up (hence to be returned), by combining this model with an uptake model.

This architectural model offers numerous prospects. Given the already advanced knowledge of oil palm physiology acquired by CIRAD-CP¹, the first possibility could be to combine the architectural model with Dufrène's functional model (1989) and at last elucidate the "black box" of the roots compartment.

Future research will need to be geared towards taking environmental effects on roots² into account and, more generally roots-roots and soil-roots interactions. It will then be possible to envisage modelling of complex root competition phenomena. This requires the development of appropriate softwares (AMAPpara) which, through their data processing structure (Blaise, 1991; de Reffye *et al.*, 1995), will enable growing axes to take into account at any given moment their relations with the environment (substrate heterogeneity, spatial occupation rate, soil compactness, water content, nutrient and organic matter contents).

Lastly, although direct applications on an oil palm and a plantation are limited for the time being, the range of agricultural prospects offered by virtual trials is extremely vast. By carrying out prior simulations, virtual trials will make it possible, among other things, to optimize real-scale experiments, (simplification of protocols, time-saving, more accurately targeted problems, etc.), such as the estimation of optimum planting densities (monocultures and/or intercrops), optimum siting or utility of sub-soiling, optimization of fertilizer applications (where?, when?, how much?), the effect of various cultivation techniques (optimization of pruning, plantation upkeep (windrows, planting circles, etc.), intercrops, etc.).

Beside the various agricultural applications generated, mathematical modelling and simulation of plant architecture and functioning are powerful synthesis tools that further our knowledge and through which future research is bound to progress. ■

Acknowledgements: the authors would like to thank Mr. Kouamé Brou, Director of the IDEFOR-DPO La Mé station in Côte d'Ivoire, for the equipment and staff made available for them to carry out their experiments successfully.

¹ Centre de coopération internationale en recherche agronomique pour le développement. Tree crops department.

² This is the subject of a thesis currently been written by Hélène Colas, at CIRAD-CP and the University of Montpellier II, in connection with coconut - cocoa intercropping.

Résumé

Le système racinaire du palmier à huile a été caractérisé par une analyse détaillée de son architecture et de sa dynamique d'édification. La reconnaissance de huit types racinaires, selon leur état de différenciation et leur séquence de mise en place, nous a permis d'établir les bases qualitatives d'une formalisation mathématique du fonctionnement des méristèmes racinaires. Les modèles mathématiques utilisés sont fondés sur des processus stochastiques (graphes, automates, lois de probabilité). Les processus de croissance, de ramification et de mortalité des axes, ainsi que la géométrie ont été formalisés puis rassemblés dans un modèle synthétique : l'axe de référence. L'utilisation de logiciels de simulation a permis de créer des maquettes numériques tridimensionnelles dont la validation paraît satisfaisante. Ces maquettes permettent d'estimer et de localiser la biomasse racinaire, les surfaces absorbantes et le volume de sol utile pour les éléments et permettent d'envisager des perspectives plus larges par couplage à un modèle fonctionnel de la plante entière.

Abstract

The architecture and growth dynamics of the oil palm root system are described. Identification of the edification sequence of eight different root types enabled us to establish the basis for a mathematical formalization of the functioning of root meristems. The mathematical models used in this work are based on stochastic processes (automata, laws of probability). The processes of growth, branching and mortality and their geometrical parameters are formalized and put together in a synthetic model: the reference axis. Simulation provides three-dimensional numerical mock-ups, the validation of which appears satisfactory. These models help to estimate root biomass and distribution, to locate and quantify the absorbent parts of roots and to assess the volume of soil explored by assimilating roots. These various applications offer a promising future for the study of the carbon allocation pattern between the parts of plants above and below ground, or an approach to the intricate phenomena of root competition.

Resumen

Se caracterizó el sistema radicular de la palma aceitera mediante un análisis detallado de su arquitectura y de su dinámica de edificación. El reconocimiento de ocho tipos radicales, conforme a su estado de diferenciación y su secuencia de instalación, nos ha permitido establecer las bases cualitativas de una formalización matemática del funcionamiento de los meristemas radicales. Los modelos matemáticos utilizados tienen por base procesos estocásticos (grafos, automatos, leyes de probabilidad). Se formalizaron los procesos de crecimiento, de ramificación y de mortalidad de los ejes, así como la geometría y luego reunidos en un modelo sintético: el eje de referencia. La utilización de «software» de simulación permitió crear maquetas numéricas tridimensionales cuya validación parece satisfactoria. Estas maquetas permiten evaluar y localizar la biomasa radicular, las superficies absorbentes y el volumen de suelo útil para los elementos y permiten examinar perspectivas más amplias mediante acoplamiento con un modelo funcional de la planta entera.